西　田　　誠*: シダ類に於ける胞子の発芽様式**

Makoto Nishida*: Types of spore germination in the ferns**

シダ類の前葉体に関する研究の一環として百瀬博士(1942)は胞子の発芽様式を観察しその類型化を試みた。それによればシダの胞子の発芽の形式は，遠心発芽 (centrifugal germination), 切線発芽 (tangential germination) および求心発芽 (centripetal germination) の 3 型に分類される。しかしこの 3 型の何れにも編入できない発芽様式が 2,3 ある。また夫々の型に対する系統学的評価については筆者は百瀬氏とは別の考えをもっている。百瀬氏の発芽様式の何れにも入らぬ発芽を行なうものにコケシノブ科とミズワラビ科とがある。ミズワラビについては百瀬氏ははじめ切線発芽であるといい (百瀬 1942) 後に求心発芽であると訂正した (百瀬 1961)。しかし著者はこれを遠心発芽であると見做した (西田 1962)。最近，百瀬氏は三度ミズワラビに触れ“第4の型”を示唆している (Momose 1964)。しかし上述の類型の何れもミズワラビの胞子発芽を正しく類型化していない。このミズワラビの問題はコケシノブ科の胞子発芽を理解すれば解決するので，先ずコケシノブ科の胞子発芽を見てみよう。

コケシノブ科の胞子発芽　これについては Stokey (1940) が詳細に，かつ多くの種類にわたって研究している。続いて Stone (1958), Atkinson (1960) の報告があり，特に後者はコケシノブ科の新らしい発芽型を追加している。筆者はウチワゴケ *Gonocormus minutus* の前葉体を研究中であるが，その胞子発芽は Stokey (1940), Atkinson and Stokey (1964) のいうホラゴケ型 Trichomanoid type であることをたしかめた。

Stokey はコケシノブ科の胞子の発芽様式をコケシノブ型 Hymenophylloid type とホラゴケ型の 2 型に分けた (Fig. 1)。

コケシノブ型，正四面体状の胞子は後端 (proximal end) にある 3 岐した隆起線 (tripartite ridge) のうちの 2 本の隆起線に沿って先ず分裂する。次いでそれと直角方向に，残りの隆起線に沿って分裂し，合計 3 細胞になる。この 2 回の分裂は胞子壁の中で行われる (Fig. 1, a, b)。胞子壁は 3 岐した隆起線に沿って3裂し，分裂して 3 細胞段階になった幼前葉体は，胞子壁の外に姿を現わしはじめる (Fig. 1, c)。この 3 細胞は夫々等価値の形成能力をもち，しかも万能 (totipotent) であり，前葉体細胞，初生仮根のどちらをも分出することが出来る。3 細胞のうちのどれか 1 個が先ず前葉体細胞を先端から分出し，原糸体段階に生長する。他の 1 個がつづいて初生仮根を，やはり先端部から分出する (Fig. 1, d, e)。残りの 1 細胞はそのまま伸長しないか，または 2 本目の原

---

* 千葉大学留学生部生物学教室. Biological Laboratory, Foreign Students College, Chiba University, Yayoicho 1, Chiba.

** Contributions from the Laboratory of Phylogenetic Botany, Chiba Univ., No. 22.

糸体をつくる (Fig. 1, f)。これが Stokey のいう三極発芽 tripolar germination の1型である。3細胞の全てが原糸体をつくることも，2細胞から仮根が生じる例も知られ

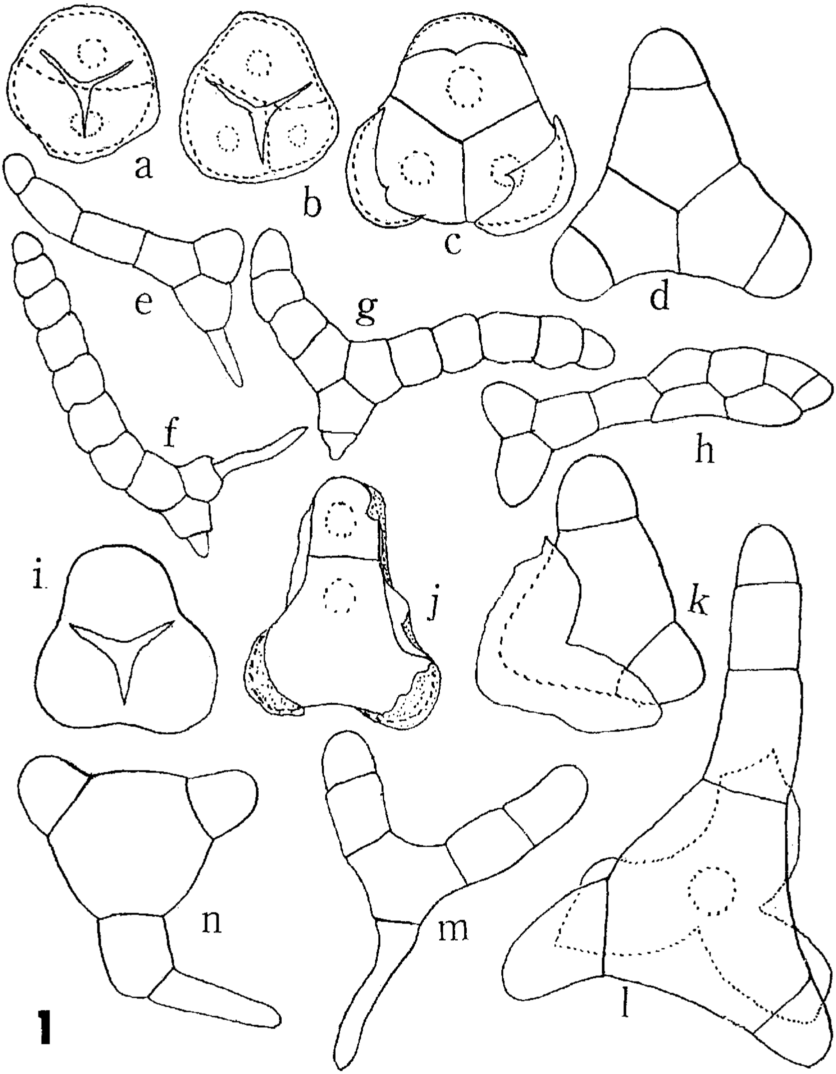


Fig. 1. Tripolar germination and development of gametophyte in *Hymenophyllum* (a-h) and *Trichomanes* (i-n); f and h suggest polypodioid type. a-d and i-l: after Atkinson and Stokey (1964), e-h and m-n: after Stokey (1940).

ている (Fig. 1, g)。

ホラゴケ型　正四面体状の胞子は増大し，3 岐した隆起線に沿って胞子壁は 3 裂し，

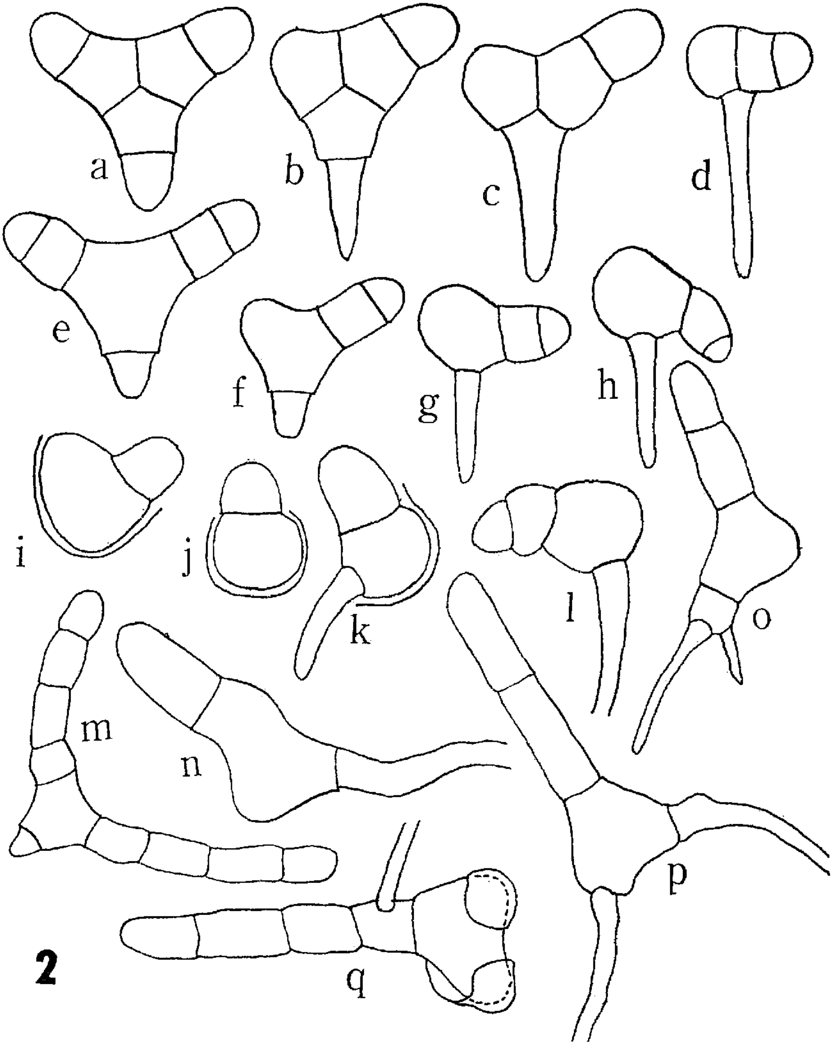


Fig. 2. Transition of pattern of spore germination from tripolar hymenophylloid to polypodioid (a-d) and from tripolar trichomanoid to aspidioid type (e-h). Aspidioid type is often seen in *Vandenvoschia maxima* (i-l). Young prothallia of *Gonocormus minutus* (m-q); n and o suggest aspidioid type. i-l: after Stokey (1940), m-q: after Kurita & Nishida (unpublished).

上面観で胞子は三角形になる (Fig. 1, i)。3 個のかどの部分が伸長し，先ず任意の一つのかどの先端部で細胞分裂がおこり，次いで順次に他の二つのかどでも分裂がおこる。かくして幼前葉体は中央の細胞とその三隅に分出された3細胞の計4細胞からできている (Fig. 1, j, k)。まわりの 3 細胞は万能 (totipotent) であるが，最初に分出された細胞は原糸体を作って生長し，残りの2個からは原糸体または仮根が生じる。時には一つの隅で分裂がおこらぬこともあるが，(従って2方向にだけ生長することもあるが) (Fig. 2, n, o)，コノケノブ型と同様にホラゴケ型も三極発芽の一型である。ウチワゴケでは3方向に原糸点が伸び，しばらくは仮根の見られないこともある (栗田，西田，未発表) (Fig. 2, q)。

コケシノブ型の両者の相違は結局のところ3放射方向に伸びる細胞の隔膜が，胞子細胞の中央で互いに交叉するか，否かの違いである。換言すれば胞子細胞が3放射方向に発芽管を伸ばす速度と，発芽の分裂のおこる時期の問題であり，コケシノブ型では胞子壁内で発芽する傾向がホラゴケ型よりも強く，発芽管が伸びぬうちに分裂がおこるので，胞子細胞が3分するのである。ホラゴケ型ではその逆で発芽管が伸びてから分裂するので，胞子細胞は3分されない。両型とも本質的には相違はなく，三極発芽である。

両者に共通した特徴は次の通りである。 1) 胞子壁内で分裂がはじまり多細胞になる。2) 一定の発芽口は見られない。3 岐した隆起線にそって胞子壁が裂けた後，裂開口とは直角に，胞子の側面から3放射方向に発芽伸長する。 3) 発芽して最初に伸長するのは前葉体細胞であり，仮根は2番目以後である。 4) 発芽当初につくられた3放射方向に向う細胞は何れも等しい形態形成能力をもち，かつ万能 (totipotent) である。

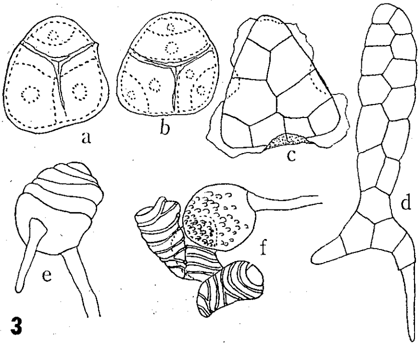
コケシノブ科と他のシダ類との比較　Atkinson and Stokey (1964) はシダの胞子の発芽型を二極発芽 (bipolar germination) と三極発芽 (tripolar germination) とに分け，後者をさらにコケシノブ型とホラゴケ型に分けた。二極発芽は真嚢シダ類とゼンマイ科 (原始小嚢シダ目 Protoleptosporangiatae) に見らる型で百瀬氏 (1942) のいう遠心発芽である。Atkinson and Stokey は三極発芽の例をコケシノブ科にとっているだけで，他の小嚢シダの発芽型については何もふれていない。一方百瀬氏の切線，求心の両発芽型ではコケシノブ科の発芽にあてはまらない。

切線発芽は先ず胞子の後端 (proximal end) の発芽口から初生仮根を生じ，しかる後それとほぼ直角方向に前葉体細胞が伸び，前葉体細胞と胞子細胞 (基底細胞 basal cell と呼ぶ) の間の隔膜と，仮根細胞と基底細胞の間の隔膜とが，交叉しているような発芽型である。これはよく見るとコケシノブ型と関連のある型である (Fig. 2, a-d)。即ち，コケシノブ型の発芽のうち，二つのかどの細胞が，夫々前葉体細胞と仮根に生長し，残りの一つが伸長しないで，基底細胞として分裂せずに残ったものである。換言すればコケシノブ型の三極性の発芽の1方向の細胞の成長が抑圧されて導びかれたものが切線発芽である。しかもそれに伴って，発芽口が胞子の後端の隆起線の部分に決り，最初に仮

根が伸び，胞子壁外で第一分裂が起る，などの傾向が顕著になって来ているのである。

一方ホラゴケ型の発芽の1方向への生長が抑圧されて基底細胞になり，2方向に夫々前葉体細胞と初生仮根が伸長すると，前葉体細胞と基底細胞の間の隔膜と，初生仮根と基底細胞の間の隔膜とが交叉することがなく，これから求心発芽が導びかれる (Fig. 2, e-h)。それと同時に発芽口の決定，仮根先発，壁外分裂の傾向が強まることは，コケシノブ型から切線発芽への移行の場合と同様である。シノブホラゴケ *Vandenboschia maxima* ではホラゴケ型の他にしばしば求心発芽と見られる発芽も行なう(Stokey 1940) (Fig. 2, i-l)。

ミズワラビの胞子の発芽型　百瀬氏 (1942) ははじめ切線発芽であると報じ，後に求心発芽と訂正した(百瀬 1961)。最近では塊状型 (massive type) ともいうべき独特な型であるといっている (Momose 1964)。即ち「発芽当初において分裂は胞子の後端部 (proximal part) におこり」(p. 230)「次いで胞子の後部において次々に分裂がおこり，少数の細胞から成る塊をつくり，胞子から直接幅の広い板状の前葉体を生ずる」(p. 229) と記述している。さらにまた「初生仮根は最初の分裂によって作られるのではなくて，後の分裂によってつくられるもののようである」(p. 230) とも報告している。しかし，実際の発芽の次第を図示してはいない。ところで，ミズワラビの発芽については筆者がすでに顕微鏡写真とスケッチを併せて，初期の分裂の順序をかなりくわしく報告済みである (西田 1962)。百瀬氏(1964) の報文以後，念のためもう一度追試してみたが，観察結果はやはり筆者の前報の通りの発芽順序であった。厚い丈夫な胞子壁をおしつぶして，うまいプレパラートを作れば，明かに胞子は第一分裂によって先ず後端から初生仮根を出す (Fig. 3, f)。その直後に胞子の先端部 (distal part) で分裂が続いておこり，前葉体胞芽が作られる。この分裂も当初は横分裂であり，圧縮された原糸体の趣がある。しかしこの頃は胞子壁の中であり，後に胞子壁を破って出る時には，すでに多列の細胞からなる板状前葉体になっている。百瀬氏はこの段階を見て“塊状型”と呼んでいるのであろう。前葉体細胞の隔膜は初生仮根の隔膜と交ることがない。したがってこれは切線発芽ではない（見かけ上は初生仮根と前葉体はそれぞれほぼ直角の方向に伸長するので，切線発芽のように見えるだけである)。筆者がこれを遠心発芽としたのはたしかに正しくはない。これは百瀬氏の3型のどれかに無理にあてはめようとしたための誤りであった。即ち，しばしば基底細胞から第二の仮根が生じること(Fig. 3, e)，仮根に対し前葉体細胞が必ずしも求心方向に伸長しないこと，原糸体段階が見られないこと，などの点をあげて強いて遠心発芽としたのであった (西田 1962)。遠心発芽は二極性である。初生仮根が後端の発芽口から，前葉体細胞が胞子壁をかむったまま反対側の先端部から伸びて行くのが遠心発芽であり，ミズワラビはこれにあてはまらない。ミズワラビの発芽を，ホラゴケ型からいわゆる求心発芽への移行の中間段階として理解すれば，この問題は解決してしまうであろう (Fig. 2, e-h)。ミズワラビの基底細胞から第二の仮根が出る

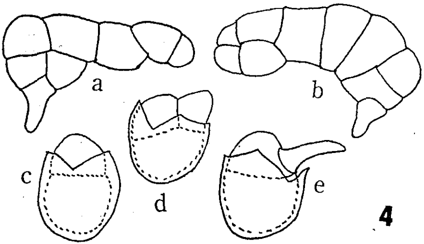


3

Fig. 3. Germination and young prothallia of *Mecodium scabrum* (a-d) and of *Ceratopteris* (e and f). In *Mecodium*, cell division within spore coat is obvious (a-c), and prothallial cell firstly appears. In *Ceratopteris*, primary rhizoid firstly appears (f), and secondary rhizoid is often produced from basal cell as a remnant of tripolar germination (e). a-d: after Atkinson (1960).

ことがあるのは (Fig. 3, e), ホラゴケ型の三極発芽の名残りであろう。典型的な求心発芽は基底細胞が胞子壁を破って長く伸長するのであるが (Fig. 3), ミズワラビはむしろホラゴケ型に近く，胞子壁内にとどまっている。

ところでコケシノブ型から，いわゆる切線発芽への移行型であって，しかも原糸体を作らず，胞子壁の中で数細胞に分裂する点ではミズワラビと同様であるが，しかし，ミズワラビよりももっと三極発芽の傾向を保ち，その上前葉体細胞が先に発芽する性質を保有しているものが Atkinson (1960) の報告した *Mecodium scabrum* と *M. sanguinolentum* (何れもニュージーランド産) である (Fig. 3, a-d)。またいわゆる切線発芽でありながら，発芽口から最初に仮根でなくて，前葉体細胞が出るものに *Anemia* (Atkinson 1960) や *Mohria* (Atkinson 1962) がある (Fig. 4, c～e)。



4

Fig. 4. Young prothallia of *Osmunda regalis* (a), *O. cinnamomea* (b) and of *Anemia*. a & b: after Stokey and Atkinson (1956). c-e: after Atkinson (1962).

シダ類の胞子の発芽型 上述のような観点に立ってシダ類の胞子の発芽様式を類型化してみると，およそ次のようになるであろう。

I 二極発芽 Bipolar germination (B type)

前葉体細胞は仮根細胞と正反対の方向に伸長する。

例: Eusporangiatae, Osmundales.

II 三極発芽 Tripolar germination (T type)

前葉体細胞は仮根とほぼ直角方向に伸長する。

II a 三極性コケシノブ系 Tripolar Hymenophylloid series (T$_H$ series)

胞子の基底細胞が分裂するか，または仮根と前葉体細胞の隔膜は交叉する。

II a-1 コケシノブ型 Hymenophylloid type (Th$_1$)

胞子壁内で発芽。前葉体細胞が最初に伸長。原糸体を作る。基底細胞が3分する。

例： *Hymenophyllum* s. l.

IIa-2 H. scabroid type (Th_2)

壁内発芽の傾向がさらに強く，原糸体を作らない。

例： *Mecodium scabrum*, *M. sanguinolentum*.

IIa-3 アネーミア型 Anemioid type (Th_3)

前葉体細胞が最初に伸長。発芽口が一定。壁内発芽の傾向が残る。

例： *Anemia*, *Mohria*.

IIa-4 ウラボシ型* Polypodioid type* (Th_4)

発芽口が一定，仮根が最初に伸長。壁外発芽。

例：Polypodiaceae s.st., Gleicheniaceae, Plagiogyriaceae, Matoniaceae, Dipteridaceae,** Cheiropleuriaceae,** Grammitidaceae,** Vittariaceae (excl. *Antrophyum*).

IIb 三極性ホラゴケ系 Tripolar Trichomanoid series (TT series)

基底細胞が3分しない。または仮根，前葉体細胞の隔膜は交らない。

IIb-1 ホラゴケ型 Trichomanoid type (Tt_1)

壁内発芽，発芽口が不定。前葉体細胞が最初に伸長。原糸体を作る。

例： *Trichomanes* s. l.

IIb-2 ミズワラビ型 Ceratopteridoid type (Tt_2)

発芽口が一定。壁内発芽の傾向が残る。仮根が最初に伸長し，原糸体は作られない。例： *Ceratopteris*.

IIb-3 オシダ型*** Aspidioid type*** (Tt_3)

発芽口が一定。壁外発芽。仮根が最初に伸長する。原糸体を作る。

例： Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Pteridaceae s. l., Aspidiaceae s. l., Aspleniaceae, Blechnaceae.

上記の表は現在までに知られている胞子発芽の様式の類型である。ホラゴケ系の中で，コケシノブ系のアネーミア型に対応する型は，はっきりとはわかっていない。Fig. 2, i-l に示されているシノブホラゴケはオシダ型に似ていて，しかも仮根よりも前葉体細胞の方が先に発生するようである (Fig. 2, i～j)。これはアネーミア型に対応するホラゴケ系の中の一型であるように思われる。しかしこの点について Stokey (1940) ははっきり記述していない。

---

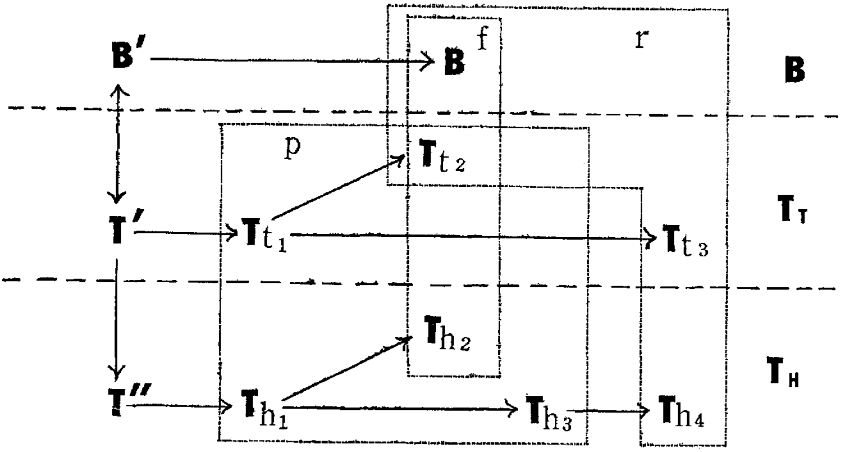
* 百瀬氏のいう切線発芽 tangential germination である。

** Stokey and Atkinson (1945, '54, '58,) によればオシダ型のようである。

*** 百瀬氏のいう求心発芽 centripetal g. である。切線方向といい求心方向といい，前葉体細胞の伸長が仮根に対して必ずしも，切線または求心的に行われるわけではないので，ここではウラボシ型，オシダ型と云い換えておく。

百瀬氏は胞子発芽を，遠心，切線および求心発芽の3型を鼎立させて，夫々を系統学または分類学上の，等価値の形質として認識しているようであるが，上述のような分類法からみれば，切線発芽と求心発芽とのちがいが，この両者と遠心発芽とのへだたりと同程度であるということはない。仮根の隔膜が前葉体細胞のそれと交るか否かについては，いい換えれば仮根形成と前葉体細胞形成との間の時間的なへだたりには当然いろいろな程度があり，時には，*Anemia* 属に見られるように，切線発芽とも求心発芽ともつかぬ場合もある (Fig. 4, e)。またヒメウラボシ科 (Grammitidaceae) では主に求心発芽であるが，同一種でも切線発芽をするものがある (Stokey and Atkinson1958)。

切線発芽と求心発芽が，夫々異った系統のシダに見られると考えるのは誤である。シシラン科をウラボシ科（狭義）の近くに位置ずけるか，イノモトソウ科（またはホウライシダ科）に近縁と考えるか，シシラン科の系統分類をめぐって対立する見解がある。シシラン科をイノモトソウ科の近辺に位置ずけるのを躊躇する一つの大きな理由は，シシラン科は主に切線発芽であるのに反して，イノモトソウ科が求心発芽であるということである (伊藤 1944, 1962)。しかし，コケシノブ科の中にも両型があるのであるから，発芽型を異にするシシラン科とイノモトソウ科が同一群 (縁生類 Marginales) の中にあってもよい。また互いに近縁であるウラボシ科が切線発芽であり，ヒメウラボシ科が求心発芽であるからといって，両者が別系統のシダであるとするのは早計であろう。



5

Fig. 5. Phylogeny of the patterns of spore germination in the ferns on the viewpoint of "Merkmalsphylogenie".
B', T' and T'' are presumable prototypes of B, T_T and T_H respectively. f: Without protonema stage, p: prothallial cell firstly grows, r: primary rhizoid grows at first.

発芽型の系統 筆者の考えた胞子の発芽の"形質系統"(Merkmalsphylogenie) は，Fig. 5 に図示した通りである。発芽型の進化の経路を，コケシノブ型からウラボシ型(いわゆる切線発芽)へ，ホラゴケ型からオシダ型（いわゆる求心発芽へ）方向ずけて正しいであろうか。コケシノブ科が特殊な形態と生態をもった一群であるだけに，この疑問は当然である。コケ植物の中で最もシダ植物との類縁性が高いと考えられているツノゴケ類のツノゴケ属胞子発芽を見ると，先ず胞子の腹側(後端部)にある3岐した隆起線に沿って胞子壁が破れ，そこから発芽管 (germ tube) を出す (Campbell 1913) (Fig. 6, a-d.) 発芽管はシダの基底細胞と相同である。発芽管は先端部で横に2回分裂し，次に縦に分裂して配偶体をつくる。配偶体がある程度大きくなってから，初生仮根が生じる (Campbell 1913)。また *Dendroceros* 属では胞子壁内で分裂し細胞塊 (Zellkörper) となって発芽し苔類の *Pellia* や *Conocephalus* の発芽に似るという (Schiffner 1909 c).

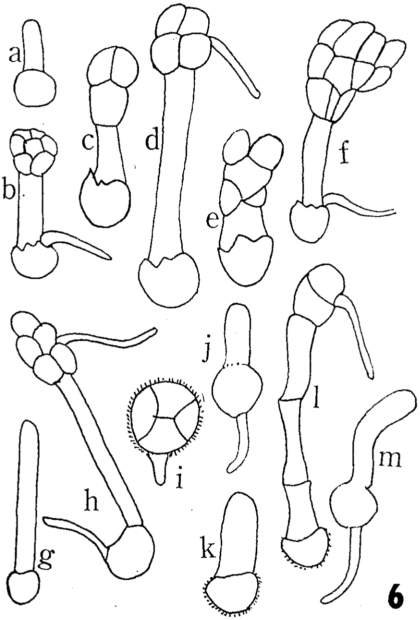


Fig. 6. Spore germination of some mosses and liverworts.

a-d: *Anthoceros* (after Campbell 1913), e: *Chomiocarpon* (after Schiffner 1909), f: *Neesiella* (after Schiffner 1909), g-h: *Blasia* (after Schiffner 1909), i: *Trichocoleopsis* (after Inoue 1956), j: *Wiesnerella* (after Inoue 1957), k-m: *Funaria* (after Muller 1909).

Almost of the all mosses and liverworts produce firstly a germ tube which is homologous with prothallial or basal cell in ferns.

苔類の *Homiocarpon* や *Blasia* でもツノゴケと同様で，胞子から出た発芽管の先に配偶体形成がはじまってから初生仮根が生じる (Schiffner. 1909 a, b)。苔類でもアズマゼニゴケ (*Wiesnerella*) は仮根と発芽管が大てい同時に発芽し，時にはどちらかが先に発芽することもあるという (Inoue 1957)。この場合二極発芽のことがある (Fig. 6, j)。発芽管と初生仮根の伸長の方向を見れば，これらは何れも三極発芽である。蘚類では先ず原糸体が発芽し，その反対側からおくれて初生仮根が分出するチョウチンゴケ属及びミズゴケ属 (Müller 1909)。チョウチンゴケ属の場合には二極発芽のようであり，ミズゴケの場合は，三極発芽のようである。何れにせよ，仮根が後から出て，前葉体細胞が先に発芽するのが，原始的な形質であるように思われる。このように，コケ植物の胞子発芽を見ると，シダの場合，コケシノブ科の発芽型が原始型で，ウ

ラボシ型，オシダ型が後生的な型式であることが推定されよう。二極発芽と三極発芽についてはどちらが原始型式かにわかには断定できない。

胞子壁内発芽は苔類にも見られる。ビロードゴケ (Inoue 1956) では胞子壁内で5〜6細胞に分裂した頃，初生仮根が発芽し，その後に7〜8細胞ぐらいになって，配偶体が壁を破って姿を現わす (Fig. 6, i)。苔類の場合には発芽管の発育の如何によって，胞子壁内発芽か壁外発芽かが決定されるのである。発芽管の長短と進化の傾向は一概にはいえないであろうが，発芽管の短縮が進化の方向のようである。シダ類でも，胞子内発芽は水生シダに見られ，特殊化されたもののようである。この壁内発芽の系統的意義については，後日あらためて論じたい。百瀬氏 (1942) は遠心発芽が最も原始的であり，次いで切線発芽，求心発芽の順に後生的になって行くと考えている。遠心発芽，即ち二極発芽と三極発芽の何れが原始型かは今のところ決めかねるが，例としてあげられるシダから考えて，二極性が原始型と考えても良い。切線発芽（ウラボシ型）と求心発芽（オシダ型）について評価は百瀬氏とは逆に，オシダ型の方がウラボシ型よりも原始型であると考えられる。即ちホラゴケ型の方がコケシノブ型よりも原始型であると考えたい。

ヤマドリゼンマイや *Osmunda regalis* を弱光下で培養するとホラゴケ型の変形，またはオシダ型に近い発芽形式によって発芽する (Fig. 4, a, b)。チョウチンゴケ属の発芽を見ても二極発芽から，三極発芽への移行が指摘できよう。このようなホラゴケ型への移行があって後，胞子細胞（基底細胞）の壁内分裂がおこるようになって，コケシノブ型が導かれたものであろう。しかしホラゴケ型もコケシノブ型も同じ三極発芽であって，両者の相違は胞子細胞の分裂の遅速によって決められるのであるから，重大な違いではない。

Summary

Momose (1942) recognized three types of spore germination in the ferns, namely centrifugal, tangential and centripetal germination. In centrifugal germination, a prothallial cell is separated from opposite side of basal cell to primary rhizoid and grows in opposite direction to the growing direction of primary rhizoid. In tangential germination, a prothallial cell grows perpendicular direction to the growth axis of primary rhizoid and the septum of the prothallial cell crosses with that of the primary rhizoid. In centripetal germination, a prothallial cell grows like in tangential germination but basal cell elongates before the prothallial cell is separated, thus septum of the prothallial cell never crosses with that of the primary rhizoid. But germination pattern found in Hymenophyllaceae and in *Ceratopteris* could not be applicable to any of

Momose's three types.

Recently Atkinson and Stokey (1964) recognized two fundamental germination patterns, namely bipolar and tripolar germination and the latter is divided in two types, hymenophylloid and trichomanoid types. But they could not treat general ferns but only Osmundaceae and Hymenophyllaceae. Momose's centrifugal type is equal to bipolar germination of Atkinson and Stokey. I have suggested here that tangential type is a derivative pattern from tripolar hymenophylloid type and centripetal is from tripolar trichomanoid. Germination pattern of *Ceratopteris* seems to be intermediate stage of transition from trichomanoid to centripetal type. Transferring from trichomanoid and hymenophylloid to centripetal and tangential types respectively, spores have become to establish definite germination pores (a part of tripartite ridge), to produce primary rhizoid firstly instead of prothallial cell. Tangential and centripetal are inadequate names as they are not always in conformity with growing direction of prothallial cell. I would like to rename tangential and centripetal germination by polypodioid and aspidiod type respectively.

Literatures

Atkinson, L.R. (1960 a) Phytomorphology **10**: 26-36. ——— (1960 b) ibid. **10**: 351-366. ——— (1962) ibid. **12**: 264-288. Atkinson, L. R. & A. G. Stokey (1964) ib. **14**: 51-70. Campbell, D. H. (1913) Mosses and ferns. Macmillan, London. Inoue, H. (1956) Journ. Hattori Bot. Lab. **17**: 55-58. ——— (1957). ibid. **18**: 102-105. Momose, S. (1942) Journ. Jap. Bot. **18**: 49-65, 139-152, 189-196 (in Japanese). ——— (1961) Lecture on the 4th Sympodium of Japanese Fern Society, Osaka. ——— (1964) Journ. Jap. Bot. **39**: 225-235. Müller, C. (1909) Musci, in Nat. Pflanzenfam. I Teil Apt. 3, pp. 142, Leipzig. Nishida, M. (1962). Journ. Jap. Bot. **37**: 193-200. Stokey, A.G. (1940) Bot. Gaz. **101**: 759-790. ——— (1945). Bot. Gaz. **106**: 402-411. Stokey, A. G. and L. R. Atkinson (1956) Phytomorphology **6**: 19-40. Stokey, A.G. (1954) ibid. **4**: 192-201. ——— (1958) ib. **8**: 391-403. Stone, I. G. (1958) Austral. Journ. Bot. **6**: 183-203. Schiffner, V. (1909). Hepaticae, in Nat. Pflanzenfam. I Teil Apt. 3, pp. 16-38, 38-61, 135-141.